Beitrag zur Morphologie des Gehirns von *Hyla arborea arborea* (L.) (Hylidae, Anura)

Von

ANDREAS KNORR und HANS SCHNEIDER

Zoologisches Institut der Universität Bonn

A. Einleitung

Bei den einheimischen Froschlurchen sind die Paarungsrufe artspezifische Kennzeichen (Schneider, 1966, 1973; Lörcher, 1969; Lörcher & Schneider, 1973; Wahl, 1969; Weber, 1974). Selbst bei Arten, die sich im System nahe stehen und ähnliche Baumerkmale aufweisen, sind sie unverwechselbar. Die Rufe entstehen durch Luftströme im Kehlkopf und können durch Schallblasen eine Verstärkung erfahren. Wie die anatomischen Studien gezeigt haben, bestehen die Laryngen aller einheimischen Froschlurche aus den gleichen Skelettelementen und Muskeln, lediglich die Form der Knorpelteile, die Anordnung und Größe der Muskeln variiert (Blume, 1931; Lörcher, 1969; Wahl, 1969; Heinzmann, 1970; Weber, 1974; Schmid, in Vorb.). Schneider (1970) verglich die Kehlköpfe des mitteleuropäischen Laubfrosches und des Mittelmeerlaubfrosches und fand, daß sie fast vollkommen gleich gebaut sind. Durch ihre Paarungsrufe unterscheiden sich diese Laubfrösche dagegen sehr voneinander. Somit liegt der Schluß nahe, daß im Kehlkopf zwar der Schall gebildet wird, die typischen Rufmuster aber ihren Ursprung in spezifischen Erregungsmustern des ZNS haben (Schneider, 1967). Darauf weisen auch die neueren Untersuchungen von Schmidt (1965, 1968, 1969, 1971, 1974) hin.

Bisher untersuchten nur wenige Autoren das Gehirn der Anuren. Die beiden ausführlichsten Untersuchungen von Gaupp (1899) und Kemali & Braitenberg (1969) hatten das Gehirn von *Rana esculenta* zum Objekt. Larsell (1924) klärte bei *Rana pipiens, Hyla regilla* und *Acris gryllus* die Anatomie des Nucleus isthmi auf, und Potter (1969) gab Aufschluß über den Feinbau des Tectum opticum bei *Rana catesbeiana*. Aronson und Noble (1945) beschrieben das Gehirn von *Rana pipiens* anhand von Querschnitten.

Aufgrund der bisherigen bio-akustischen Arbeiten ist *Hyla a. arborea* bereits eine der am besten untersuchten Arten unter den einheimischen Froschlurchen. Der Paarungsruf und das Rufverhalten sind sehr differenziert, ferner erwies sich der Laubfrosch als ein günstiges Versuchsobjekt. Zur Vertiefung des Wissens untersuchten wir daher bei *Hyla arborea* die Mor-

phologie des Gehirns. Die Arbeit ist auch als Grundlage für reizphysiologische Versuche gedacht. Zur Aufklärung zentralnervöser Mechanismen ist die punktförmige elektrische Reizung geeignet. Wir erarbeiteten daher ein stereotaktisches Koordinatensystem, das genauen Aufschluß über die Größe und Lage der Gehirnabschnitte gibt.

B. Material und Methoden

Wir untersuchten die Gehirne von 10 geschlechtsreifen, etwa gleichgroßen Laubfrosch-Männchen. Zur Präparation dekapitierten wir die Tiere, durchtrennten die Prootica, Nasalia und Kiefer und fixierten drei Tage mit einer Bouin-Modifikation nach Hollande (Romeis, 1948). Die fixierten Gehirne entnahmen wir von ventral dem Schädel, wobei wir sämtliche Hirnnerven in der Nähe ihrer Austrittstellen durchtrennten. Wir fertigten 15 µm dicke Sagittal- und Frontalschnitte an und färbten sie nach einer Schnell-Nissl-Methode in Kresylviolett (Burck, 1966). Als Maßstab fotografierten wir mit jeder Schnittserie die Skala eines Objektmikrometers. Die Schrumpfung der Gehirne während der histologischen Behandlung stellten wir durch einen Vergleich einiger frischtoter Gehirne mit den aus ihnen hergestellten Präparaten fest. Sie beträgt in Richtung aller Raumachsen etwa 40 %.

Zur Darstellung der Lage des Gehirns im Schädel präparierten wir einige Gehirne von dorsal frei und legten Hilfslinien zu anderen Organen fest. Die Dimensionen des Gehirns sind durch ein Meßgitter angegeben, wie es Kemali & Braitenberg (1969) bei *Rana esculenta* benutzten. Die Seiten jedes Gitterquadrats entsprechen einer Strecke von 1 mm im lebenden Gehirn. Der Nullpunkt des Meßgitters liegt in dem Spalt zwischen dem Vorderlappen der Hypophyse und der Basis des Mittelhirns. Die Vertikalachse durch diesen Punkt ist die z-Achse. Sie trifft auf der Oberfläche des Gehirns den Schnittpunkt zwischen der Längsfurche, die die beiden Lobi optici trennt, und der Querfurche zwischen den Lobi optici und dem Cerebellum. Dieser Punkt ist bei geöffneter Schädeldecke von oben gut zu sehen und ist deshalb der Fixpunkt für Messungen in der horizontalen Ebene. Die Querachse ist die x-, die Längsachse die y-Achse.

Zur Kennzeichnung der Gehirnabschnitte verwendeten wir folgende Abkürzungen:

Acc. Bulb. olf.	=	Akzessorischer Bulbus olfactorius
A. Sylv.	=	Aquaeductus Sylvii
A. ve. la. thal.	=	Area ventrolateralis thalami
Bas. V.	=	Basales Vorderhirnbündel
Cer.	=	Cerebellum
Coll. inf.	=	Colliculus inferior
Com. ant.	=	Commissura anterior
Com. ant. P. inf.	=	Commissura anterior Pars inferior
Com. ant. P. sup.	=	Commissura anterior Pars superior
Com. p. ant.	=	Commissura pallii anterior

Com. trans.	=	Commissura transversa
Cor. dors.	=	Cortex cerebri dorsalis
Cor. lat.	=	Cortex cerebri lateralis
Dec. vel.	=	Decussatio veli
Di.	=	Diencephalon
Fo. Mon.	=	Foramen Monroi
Hip.	=	Hippocampus
Hyp.	=	Hypophyse
La. V.	=	Laterales Vorderhirnbündel
Lem.	=	Lemniscus lateralis
Lob. inf.	=	Lobus infundibularis
Lob. olf.	=	Lobus olfactorius
Lob. opt.	=	Lobus opticus
Med.	=	Medulla oblongata
Mes.	=	Mesencephalon
Me. V.	=	Mediales Vorderhirnbündel
Mot. Nu. V.	=	Motornucleus des Trigeminus
N. II. post.	=	Radix posterior des Nervus opticus
N. III	=	Nervus oculomotorius
N. IV	=	Nervus trochlearis
N. olf.	=	Nervus olfactorius
N. opt.	=	Nervus opticus
Nu. III	=	Nucleus des N. oculomotorius
Nu. IV	=	Nucleus des N. trochlearis
Nu. Com. h.	=	Nucleus der Commissura hippocampi
Nu. hab.	=	Nucleus habenulae
Nu. int.	=	Nucleus interpeduncularis
Nu. isth.	=	Nucleus isthmi
Nu. praeop.	=	Nucleus praeopticus
Nu. rot. thal.	=	Nucleus rotundus thalami
Nu. v. sec.	=	Sekundärer Visceralkern
Par.	=	Paraphyse
Ped. Ep.	=	Pediculus der Epiphyse
Plex. chor.	=	Plexus choroideus des 4. Ventrikels
Purk.	=	Purkinjezellen des Cerebellum
Rec. inf.	=	Recessus infundibularis
Rec. opt.	=	Recessus opticus
Ven. III	=	3. Ventrikel
Ven. la.	=	Lateraler Ventrikel des Telencephalon
		Tectumventrikel
Sep.	=	Septum
S. gr. ce.	=	Stratum griseum centrale des Tectum opticum
S. gr. me.	=	Stratum griseum mediale des Tectum opticum
S. gr. pe.	=	Stratum griseum periventriculare des Tectum opticum
S. gr. su.	=	Stratum griseum superficiale des Tectum opticum
Str. f. olf.	=	Stratum fibrosum superficiale des Lobus olfactorius
Str. glo. olf.	=	Stratum glomerulosum des Lobus olfactorius
Str. gr. Cer.	=	Stratum griseum des Cerebellum
Str. gra. olf.	=	Stratum granulosum des Lobus olfactorius
Str. mag. olf.	=	Stratum magnocellulare des Lobus olfactorius
Str. mol. Cer.	=	Stratum moleculare des Cerebellum
Str. mol. olf.	=	Stratum moleculare des Lobus olfactorius
Teg.	=	Tegmentum
Tel.	=	Telencephalon
Tr. sp. te.	=	Tractus spino-tectalis
Tr. sp. thal.	=	Tractus spino-thalamicus

C. Ergebnisse

I. Topographische Relationen zwischen Gehirn und Schädeloberfläche

Das Gehirn von *Hyla a. arborea* erreicht von den Vorderrändern der Lobi olfactorii bis hinter die Nerven der Vagus-Gruppe eine Länge von 9—10 mm. In der Mitte der Lobi optici ist es am breitesten und mißt bis zu 4 mm.

Die topographischen Beziehungen zwischen der Schädeloberfläche und den verschiedenen Hirnteilen lassen sich mit den folgenden Hilfslinien darstellen (Abb. 1):

a) zwischen den beiden vorderen Augenwinkeln,
b) zwischen den beiden hinteren Augenwinkeln,
c) durch das vordere Viertel der Trommelfelle,
d) durch die hintere Begrenzung der Trommelfelle.

Am Schnittpunkt der Linie a mit der Medianen liegen die Vorderkanten der Hemisphären des Telencephalon. Sie erstrecken sich etwa 0,5 mm rechts und links der Medianen. Die Lobi olfactorii ragen von der Vorderkante der Hemisphären um etwa 0,5 mm nach vorne. Die Linie b schneidet die Mediane über der Epiphyse. Parallelen der Medianen durch die Nasenöffnungen schneiden sich am Punkt der größten lateralen Ausdehnung der Lobi optici mit der Geraden c. Die Linie d führt durch das Cerebellum.

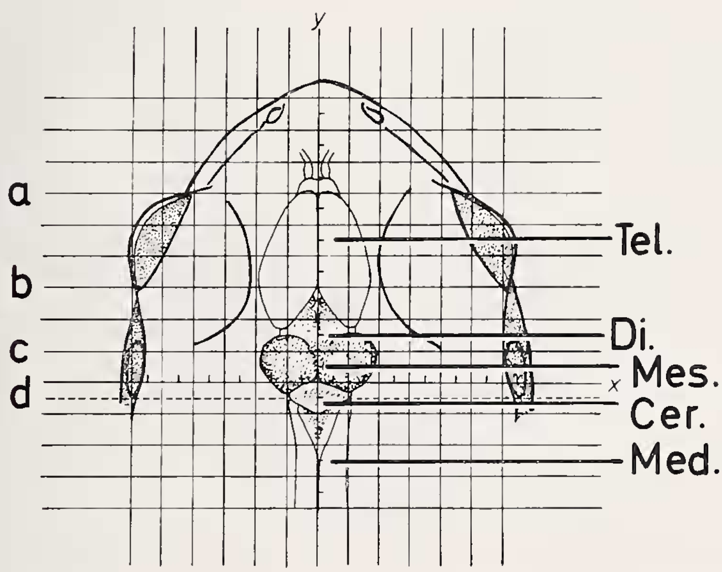


Abb. 1: Aufsicht auf das Gehirn von *Hyla a. arborea* mit seinen topographischen Relationen zum Schädel.

II. Morphologie des Gehirns

1. Telencephalon: Das Vorderhirn von *Hyla arborea arborea* hat ein größeres Volumen als jeder andere Hirnabschnitt. Histologisch ist es jedoch, mit Ausnahme des Lobus olfactorius, weniger differenziert als die nachfolgenden Hirnteile (Abb. 9).

Ein Querschnitt durch die Mitte des Vorderhirns (Abb. 2) zeigt den rechten und linken lateralen Ventrikel mit der sie umgebenden Vorderhirnrinde. Die Ventrikel grenzen den medialen Teil gegen die Rinde ab. Er gliedert sich in das basale Septum, eine besonders kernreiche Masse, und den dorsalen Hippocampus. Dazwischen erstreckt sich eine kernarme Zona limitans medialis. Die distalen Ränder der lateralen Ventrikel werden von der dichten Zellschicht der Vorderhirnrinde gesäumt. Die ventrale Kernschicht der Rinde bezeichnet Gaupp als Ganglion basale.

Die markhaltigen Stränge der Lateralen und Basalen Vorderhirnbündel sind im caudalen Teil des Vorderhirns sichtbar (Abb. 2, 3, 9). Das ebenfalls markhaltige Mediale Vorderhirnbündel steht nach Gaupp mit dem Lobus olfactorius in Verbindung. Hinzu kommt die Commissura pallii anterior, die die beiden Hälften des Septum miteinander verbindet.

Ein akzessorischer Bulbus olfactorius liegt etwas caudal vom Lobus olfactorius.

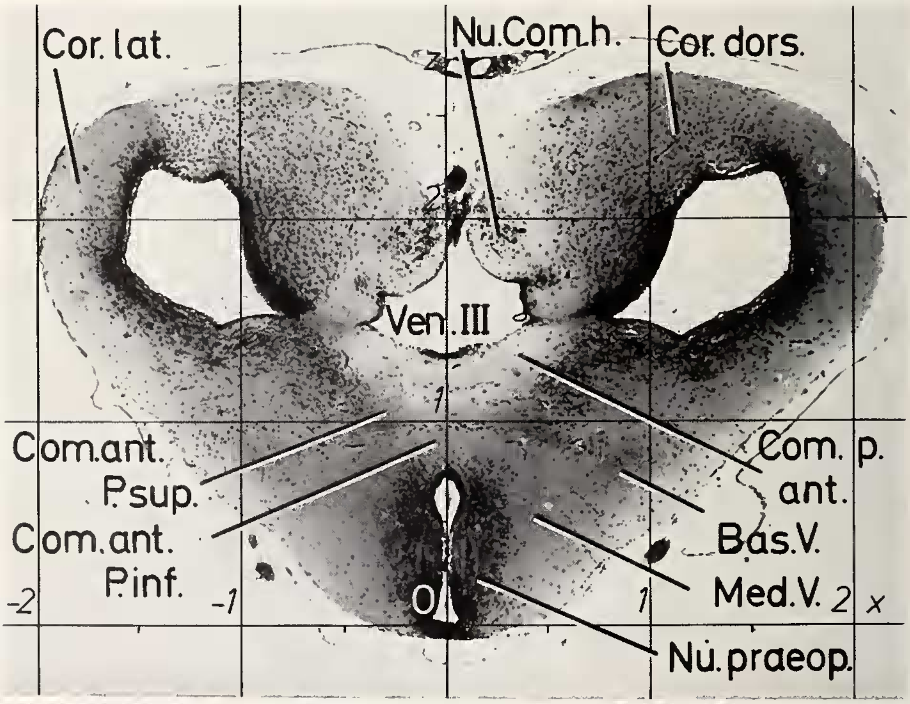


Abb. 2: Frontalschnitt durch die Regio praeoptica und die Hemisphären des Vorderhirns. y = 3,02.

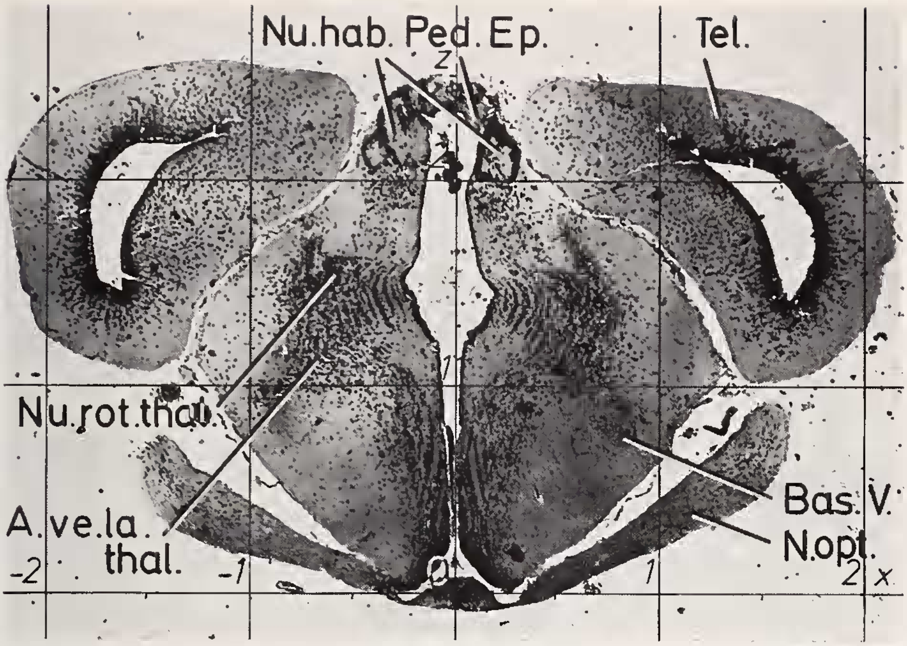


Abb. 3: Frontalschnitt durch das Zwischenhirn auf der Höhe der Nuclei habenulae. y = 2,27.

2. D i e n c e p h a l o n : Das zylinderförmige Zwischenhirn bildet zwischen Vorder- und Mittelhirn eine Einschnürung. Es umgibt den dritten Ventrikel mit seinem sich ventral bis zur Zwischenhirnbasis erstreckenden Recessus opticus und dem Foramen Monroi, das die Verbindung zu den lateralen Vorderhirn-Ventrikeln herstellt (Abb. 2, 3, 8).

Das Dach des Zwischenhirns besteht aus der Epiphyse und der Radix anterior des N. opticus sowie den asymmetrischen, durch eine Kommissur verbundenen Nuclei habenulae (Abb. 3, 8). Von der Epiphyse ragt die blutgefäßreiche Paraphyse mit ihrem Plexus in den 3. Ventrikel hinein. Sie ist dorsal mit den Hirnhäuten verwachsen.

Die Nuclei habenulae sind kugelige Säckchen, die aus einer kernreichen Rindenschicht und einem zellärmeren Mark aufgebaut sind. Der linke der beiden Kerne hat einen kleinen Anhang, der beim rechten fehlt (Abb. 3). Kemali & Braitenberg weisen beim Wasserfrosch ebenfalls auf den asymmetrischen Bau dieser Kerne hin.

Die Basis des Zwischenhirns wird kopfwärts von der Regio praeoptica gebildet. Auf sie folgt caudal das Chiasma der N. optici (Abb. 2, 3, 9). Ein Fortsatz der Basis des Diencephalon, der Lobus infundibularis, erstreckt sich bis unter das Mittelhirn. An seinem Ende schließt sich die Hypophyse an. Ihr Vorderlappen ist bei *Hyla* gelegentlich asymmetrisch ausgebildet (Abb. 7).

Durch die großen, lateral gelegenen Thalamuskerne ist der 3. Ventrikel seitlich stark abgeflacht. Die ihn umgebende Kernschicht erscheint in Querschnitten gestreift. Sie setzt sich, wenn auch weniger ausgeprägt, in das Mittelhirn fort, wo sie in den Schichtbau des Tectum opticum übergeht.

Die drei Vorderhirnbündel verbinden das Zwischenhirn mit dem Vorderhirn. Das Mediale Vorderhirnbündel zieht vom Infundibulum in die Vorderhirnbasis und ist diffuser als die beiden anderen. Das Laterale Vorderhirnbündel tritt aus dem Zwischenhirn in die laterale Rinde des Vorderhirns ein. Die dritte Verbindung erfolgt durch das Basale Vorderhirnbündel. Alle drei Bündel sind paarig und durch die Commissura anterior mit ihren Gegenstücken verbunden (Abb. 2, 9).

3. Mesencephalon: Die auffälligste Bildung des Mesencephalon ist das Tectum opticum. Es hat die Form zweier Kugeln, die die zylindrische Basis des Mittelhirns überragen, und besitzt einen hochdifferenzierten Schichtenbau, der sich etwas diffuser in den darunterliegenden Colliculus inferior fortsetzt. Ein Tractus tecto-thalamicus verbindet das Tectum opticum mit dem Diencephalon. Die Radix anterior des N. opticus verläuft über die Oberfläche des Thalamus und tritt von dorsal in das Tectum opticum ein (Abb. 4): von lateral und ventral innerviert seine Radix posterior das Tectum (Abb. 4). Die Fasern beider Wurzeln enden in den verschiedenen Schichten des Tectum.

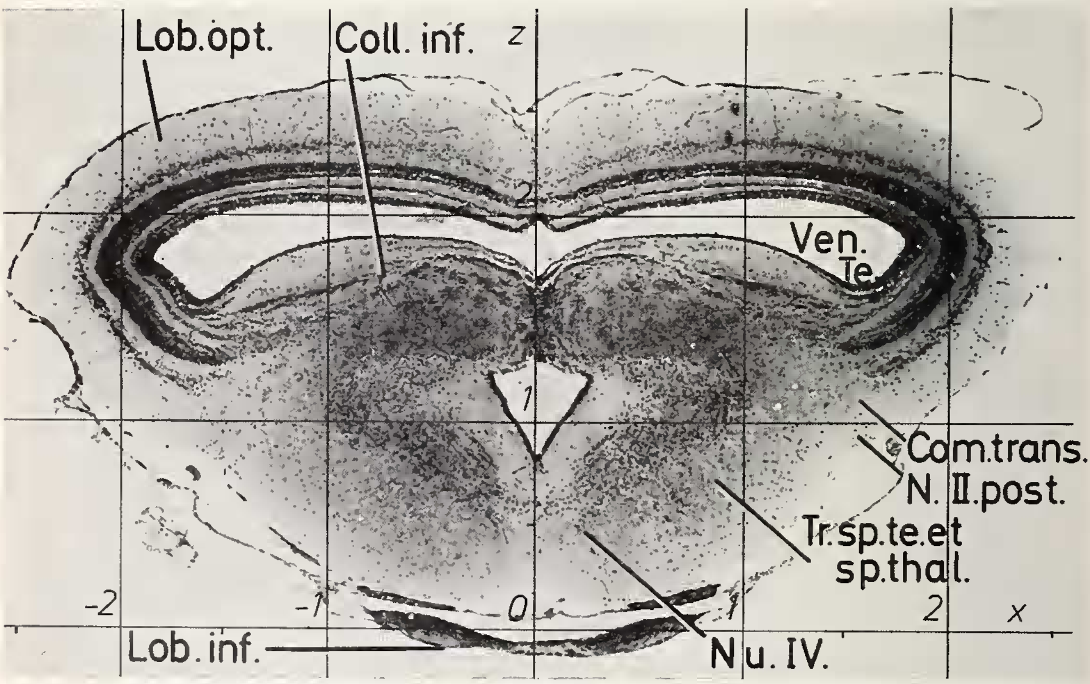


Abb. 4: Frontalschnitt durch das Mittelhirn auf der Höhe des Nucleus IV. y = 0,46.

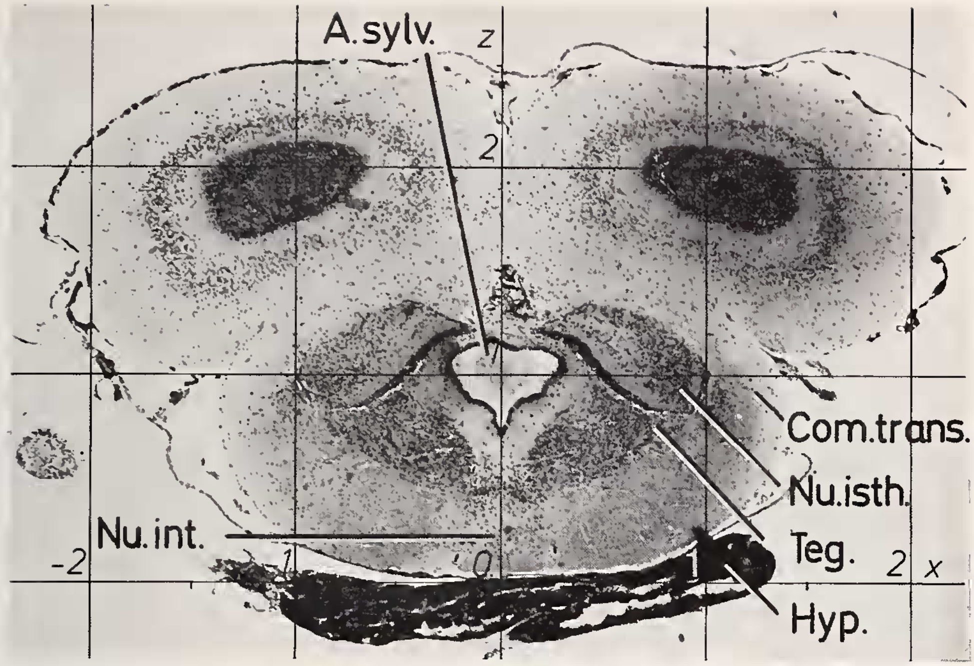


Abb. 5: Frontalschnitt durch das Mittelhirn mit dem Nucleus isthmi. y = 0,00.

Auf der Grenze zum Cerebellum liegt der Nucleus isthmi (Abb. 5). Er besteht aus einer zwei bis drei Zellen starken Rindenschicht und einem Markteil, der zerstreute Zellen enthält. Larsell (1924) hat seine Verbindungen genau beschrieben. Seine Ergebnisse basieren auf Untersuchungen an Larven von *Hyla regilla* und erwachsenen *Rana pipiens* und *Acris gryllus*. Bei *Hyla a. arborea* sind die Verhältnisse, soweit sie untersucht wurden, entsprechend.

Der von N. VIII ausgehende Lemniscus lateralis ist zusammen mit einem Teil der Fasern des Tractus spinotectalis die auffälligste Verbindung des Nucleus isthmi (Abb. 4, 9). Wir fanden wie Larsell Fasern, die ihn mit dem Tectum opticum und dem Colliculus inferior verbinden. Caudale Zellen des Nucleus isthmi senden Fasern in die Decussatio veli, die zum größten Teil aus solchen des N. trochlearis gebildet wird.

Der Tractus commissurae transversae besteht aus Fasern von Neuronen des Nucleus isthmi und des Colliculus inferior (Abb. 6). Er zieht erst quer zur Längsachse des Gehirns in ventraler Richtung und dann unter seiner Oberfläche entlang bis caudal und dorsal vom Chiasma des N. opticus (Abb. 4, 5, 6). Die Commissura isthmi verbindet die beiden Kerne miteinander.

Der sekundäre Visceralkern liegt caudal und lateral vom Nucleus isthmi; auch bei *Hyla arborea* ist keine Verbindung zwischen ihm und dem Nucleus isthmi zu erkennen (Abb. 6).

Der Kern des N. trochlearis (Nu. IV) bildet ventral vom Tegmentum auf beiden Seiten des unpaaren Nucleus interpeduncularis den caudalen Teil einer Zellsäule, deren frontaler Teil die Kerne des Nu. III enthält (Abb. 4).

Den Boden des Mittelhirns durchziehen starke Faserbündel. Hierzu zählen Tractus spino-tectalis sowie Lemniscus lateralis, die in die höheren Schichten des Mittelhirns und in den Nucleus isthmi eintreten. Weitere Faserzüge verlaufen durch die Mittelhirnbasis, ohne in die höheren Schichten des Mesencephalon aufzusteigen.

4. Cerebellum: Das Cerebellum bildet eine halbkreisförmige, nahezu senkrecht stehende Scheibe hinter dem Tectum opticum. Es besteht aus einem kernarmen Stratum moleculare und einem kernreichen Stratum granulosum. Zwischen beiden liegen die großen Purkinje-Zellen, deren Axone in den motorischen Kleinhirnbahnen in die Medulla ziehen (Abb. 7).

Der 4. Ventrikel verengt sich unter dem Cerebellum zum Aquaeductus Sylvii (Abb. 8), der unter dem Colliculus inferior des Mittelhirns die Verbindung zum Ventrikel des Tectum opticum bildet.

5. Medulla oblongata: Das Nachhirn hat einen kreisförmigen Querschnitt, verengt sich nach hinten und geht ins Rückenmark über. Nach vorne wird es durch das Cerebellum begrenzt. Der Zentralkanal des Rückenmarks öffnet sich in der Medulla dorsal zum 4. Ventrikel, der vom Plexus der Tela choroidea fast ganz ausgefüllt wird.

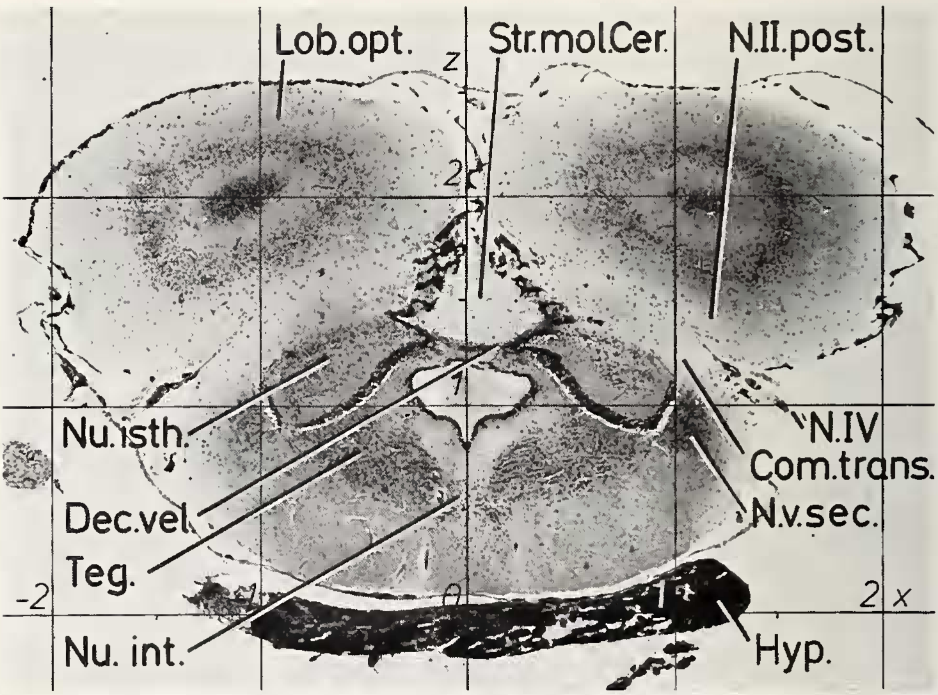


Abb. 6: Frontalschnitt durch den hinteren Teil des Mittelhirns mit dem Nucleus isthmi und der Commissura transversa. y = −0,08.

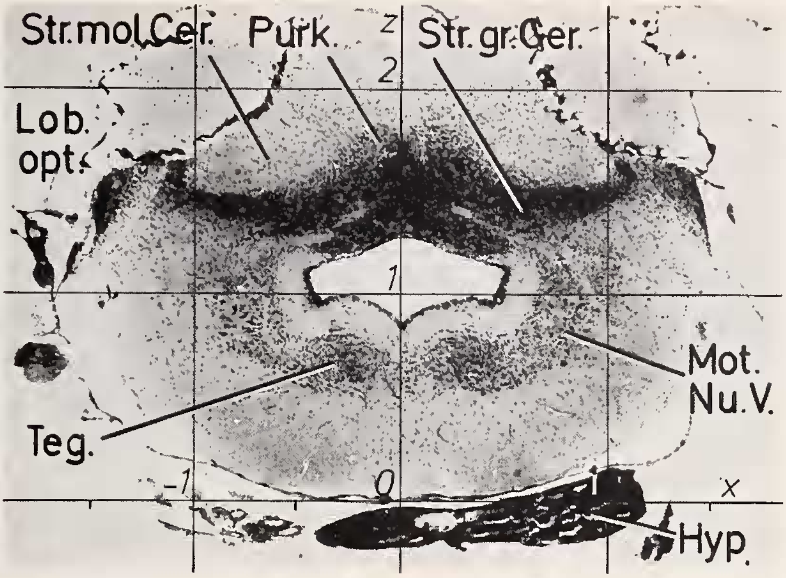


Abb. 7: Frontalschnitt durch das Cerebellum und die Regio subcerebellaris. y = −0,38.

Die Hirnnerven V bis XI treten aus der Medulla in gleicher Reihenfolge wie bei *Rana esculenta* aus. Der N. trigeminus kommt aus der Regio subcerebellaris und hat zwei Wurzeln. Der motorische Kern des N. trigeminus fällt durch seine großkernigen Neuronen auf und ist ein Bestandteil des Tegmentum unter dem Cerebellum (Abb. 9; vergl. auch Abb. 7).

Der N. abducens (N. VI) verläßt ventral und caudal vom N. acusticus (N. VIII) nahe der ventralen Mittellinie die Medulla. Dieser besitzt einen kleinzelligen Nucleus dorsalis (cochlearis) und einen großzelligen Nucleus ventralis (vestibularis). Unter ihnen liegen die Kerne der N. VI und N. VII.

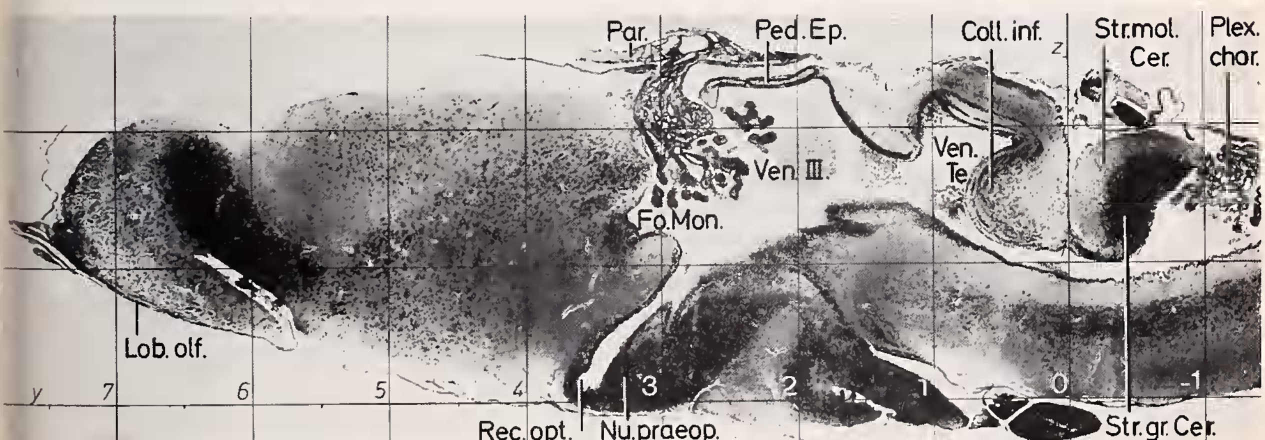


Abb. 8: Längsschnitt durch die Mediane. x = 0,00.

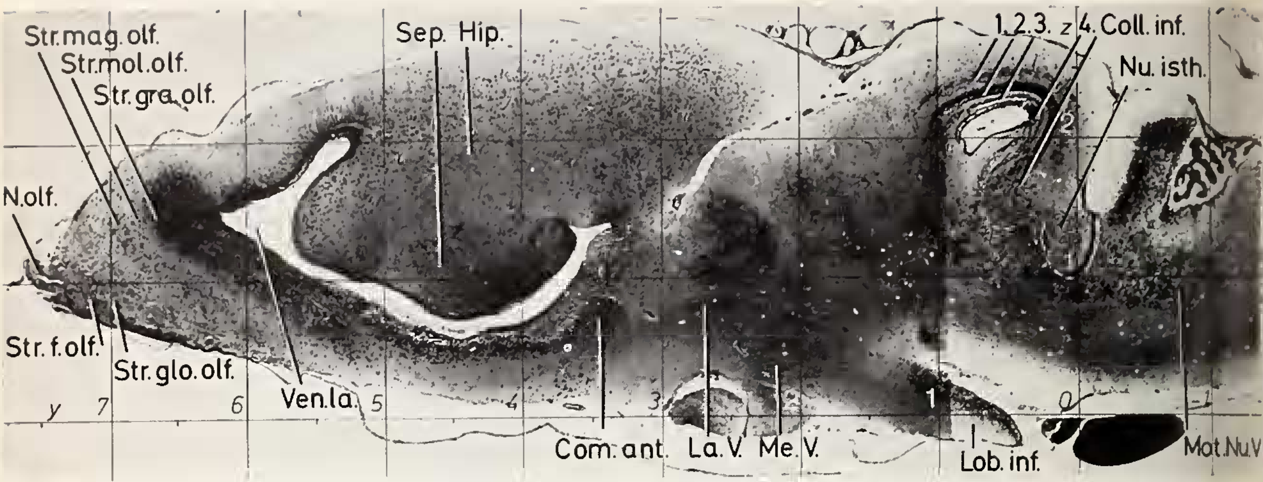


Abb. 9: Sagittalschnitt durch die wichtigsten Faserstränge des Mittel- und Zwischenhirns. 1.: S. gr. su.; 2.: S. gr. ce.; 3.: S. gr. me.; 4.: S. gr. pe. x = 0,67.

D. Diskussion

Der Aufbau des Gehirns von *Hyla a. arborea* und die Lage seiner Abschnitte entsprechen dem der anderen bisher beschriebenen Anuren. Soweit untersucht, treten die von Gaupp beschriebenen Strukturen auch beim Laubfrosch auf. Ebenso wie bei *Rana esculenta* (Kemali & Braitenberg, 1969) und *Rana pipiens* (Aronson & Noble, 1945) fällt beim Laubfrosch die in ihrer Bedeutung unbekannte Asymmetrie der Nuclei habenulae auf. Auch der Nucleus isthmi ist bei allen untersuchten Anuren gut entwickelt. Nach ersten orientierenden Untersuchungen an einem Gehirn von *Bufo bufo* ist bei dieser Art die Kerndichte des Markteils des Nucleus isthmi geringer als bei *Hyla a. arborea*.

Da nur Kemali & Braitenberg exakte Messungen liefern, lassen sich die Maße des Gehirns von *Hyla a. arborea* nur mit denen von *Rana esculenta* vergleichen. Sie unterscheiden sich kaum voneinander, obwohl *Hyla* wesentlich kleiner ist. *Rana esculenta* wird bis zu 6,8 cm lang (Wahl, 1969), *Hyla a. arborea* etwa 4,5 cm. Das bedeutet, daß *Hyla* ein im Verhältnis zu seiner Körpergröße größeres Gehirn besitzt. Auch das Cerebellum des Laubfrosches ist bei seitlicher Betrachtung relativ größer als das von *Rana esculenta*. Indem der Laubfrosch sich bevorzugt auf Bäumen aufhält und sich dort kletternd und springend fortbewegt, führt er verwickeltere Bewegungsweisen aus als boden- und wasserlebende Arten. Es überrascht daher nicht, daß er ein relativ großes Gehirn hat.

E. Zusammenfassung

Die Morphologie des Gehirns von *Hyla arborea arborea* wird beschrieben. Wie bei *Rana esculenta* und *Rana pipiens* ist der paarige Nucleus habenulae asym-

metrisch gebaut. Mit Hilfe ihres Koordinatensystems können die Abbildungen zur Orientierung bei physiologischen Arbeiten am Gehirn dieser Art verwendet werden. Obwohl *Hyla arborea arborea* wesentlich kleiner ist als *Rana esculenta*, unterscheiden sich die Maße ihrer Gehirne nicht voneinander.

F. Summary

The morphology of the brain of *Hyla arborea arborea* is described. As in *Rana esculenta* and *Rana pipiens* the paired Nucleus habenulae is built asymmetrically. By means of their coordinate grid the figures may be used for orientation in physiological work on the brain of this species. Although *Hyla arborea arborea* is considerably smaller than *Rana esculenta*, the sizes of their brains do not differ.

G. Literatur

Aronson, L., & G. K. Noble (1945): The sexual behavior of Anura. II: Neural mechanisms controlling mating in the male leopard frog. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 86: 83—140.

Burck, H. C. (1966): Histologische Technik. Stuttgart.

Blume, W. (1931): Studien am Anurenlarynx. Gegenbaurs morph. Jb. 65: 307 bis 464.

Gaupp, E. (1899): Anatomie eines Frosches, Bd. 1—3. Braunschweig.

Heinzmann, U. (1970): Untersuchungen zur Bio-Akustik und Ökologie der Geburtshelferkröte, Alytes o. obstetricans (Laur.). Oecologia (Berl.) 5: 19—55.

Kemali, M., & V. Braitenberg (1969): Atlas of the frog's brain. Heidelberg.

Larsell, O. (1924): The nucleus isthmi in the frog. J. comp. Neurol. 36: 309—322.

Lörcher, K. (1969): Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Rot- und Gelbbauchunke, *Bombina bombina* (L.) und *Bombina v. variegata* (L.). Oecologia (Berl.) 3: 84—124.

— & H. Schneider (1973): Vergleichende bio-akustische Untersuchungen an der Kreuzkröte, *Bufo calamita* (Laur.), und der Wechselkröte, *Bufo v. viridis* (Laur.). Z. Tierpsychol. 32: 506—521.

Potter, H. D. (1969): Structural characteristics of cell and fiber populations in the optic tectum of the frog *(R. catesbeiana)*. J. comp. Neurol. 136: 203—232.

Romeis, B. (1948): Mikroskopische Technik. München.

Schmid, E. (in Vorb.): Vergleichende Untersuchungen am Kehlkopf heimischer Froschlurche.

Schmidt, R. S. (1965): Central mechanisms of frog calling. Behaviour 26: 251 to 285.

— (1968): Preoptic activation of frog mating behavior. Behaviour 30: 2—3.

— (1969): Preoptic activation of mating call orientation in female anurans. Behaviour 35: 114—127.

— (1971): A model of the central mechanisms of male anuran acoustic behavior. Behaviour 39: 2—4.

— (1974): Neural correlates of frog calling: Independence from peripheral feedback. J. comp. Physiol. 88: 321—335.

Schneider, H. (1966): Die Paarungsrufe einheimischer Froschlurche (Discoglossidae, Pelobatidae, Bufonidae, Hylidae). Z. Morph. Ökol. Tiere 57: 119—136.

— (1967): Rufe und Rufverhalten des Laubfrosches, *Hyla arborea arborea* (L.). Z. vergl. Physiol. 57: 174—189.

— (1970): Morphologie des Larynx von *Hyla a. arborea* (L.) und *Hyla meridionalis* Boettger (Ampibia, Anura). Z. Morph. Tiere 66: 299—309.

— (1973): Die Paarungsrufe einheimischer Ranidae (Anura, Amphibia). Bonn. zool. Beitr. 24: 51—61.

Wahl, M. (1969): Untersuchungen zur Bio-Aktustik des Wasserfrosches *Rana esculenta* (L.). Oecologia (Berl.) 3: 14—55.

Weber, E. (1974): Vergleichende Untersuchungen zur Bioakustik von *Discoglossus pictus*, Otth 1837 und *Discoglossus sardus*, Tschudi 1837 (Discolossidae, Anura). Zoll. Jb. Physiol. 78: 40—84.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. Hans Schneider und Dipl.-Biol. Andreas Knorr, Zoologisches Institut, 53 Bonn 1, Poppelsdorfer Schloß, Bundesrepublik Deutschland.